

Aus dem II. Anatomischen Institut der
Freien Universität Berlin

Direktor: Professor Dr. med. Willy Schwarz

ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN
AM INTESTINALTRAKT VON DAPHNIA PULEX

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

an der

Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Fritz-Hilmar Güldner

aus Berlin

1969

Aus dem II. Anatomischen Institut der
Freien Universität Berlin
Direktor: Prof. Dr.med. Willy Schwarz

Elektronenmikroskopische Untersuchungen
am Intestinaltrakt von Daphnia pulex

INAUGURAL - DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Fritz-Hilmar Güldner
aus Berlin

Dekan: Professor Dr. med. Hans Heinz N a u m a n n

Referent: Professor Dr. med. Willy S c h w a r z

Korreferent: Professor Dr. med. Ernst von H e r r a t h



Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 9. September 1969

Inhaltsverzeichnis

	Seite
<u>I. Einleitung</u>	5
<u>II. Material und Methoden</u>	8
<u>III. Befunde</u>	
A Oesophagus	
1) Lichtmikroskopische Beobachtungen	9
2) Epithel und Kutikula	10
3) Interstitium	11
B Mitteldarm	
1) Lichtmikroskopische Beobachtungen	13
2) Epithel	13
3) Basalmembran	15
4) peritrophische Membranen	15
C Übergang zwischen Oesophagus und Mitteldarm	16
<u>IV. Diskussion</u>	
A Oesophagus	18
B Mitteldarm	20
C Übergang zwischen Oesophagus und Mitteldarm	25
<u>V. Zusammenfassung</u>	26
<u>VI. Literaturverzeichnis</u>	27



Digitized by the Internet Archive
in 2026

I Einleitung

Der Verdauungstrakt war bei den Wirbeltieren, insbesondere bei Säugern, bereits das Ziel zahlreicher elektronenmikroskopischer Studien (Lit. s. Rhodin 1963, Trier and Rubin 1965). Dagegen wurden die Avertebraten in dieser Hinsicht weit weniger beachtet (Kessel et al. 1961, Noirot et Noirot-Timothee, Sedar 1961 a und b, Waterhouse and Wright 1960), obwohl eine Untersuchung der Feinstruktur ihrer Verdauungssysteme auch das Verständnis für die Verhältnisse im Säugerdarm erweitern, bzw. dessen morphologische Besonderheiten besser herausstellen könnte. In diesem Zusammenhang erschien eine Überprüfung des Darmtrakts

bei den Daphniden wertvoll, die zu den sog. "niederen Krebsen" (Entomostraken) gehören. Innerhalb dieser Familie ist *Daphnia pulex* eine weit verbreitete Art (s. Kaestner 1967). Das Schema zeigt ihren Habitus, die Lage des Darmtrakts und einiger anderer Organe, wie sie vitalmikroskopisch leicht auszumachen sind. Der Verdauungstrakt ist bei den Daphniden in Vorderdarm (Oesophagus, Stomodaeum), Mitteldarm und Enddarm (Proktodaeum) gegliedert. Außer zwei bogenförmig nach hinten gekrümmten Divertikeln am vorderen Ende des Mitteldarms, die auch "Leberhörnchen" genannt werden, sind keine weiteren Anhangsgebilde vorhanden. Für fast alle Arthropoden und damit auch für *Daphnia*, ist die Bildung peritrophischer Membranen charakteristisch, die eine Hülle um die aufgenommene Nahrung bilden. Auf diese Weise wird oft ein direkter Kontakt zwischen Darmzellen und noch unverdauten Nahrungspartikeln vermieden. Vorder- und Enddarm entstehen im Laufe der Entwicklung als Einstülpungen des ektoblastischen Epithels und haben dementsprechend, ebenso wie die Körperwand, eine mehrschichtige Kutikula.

Die Deutung der elektronenmikroskopischen Befunde am Verdauungssystem von *Daphnia* wird durch die bisher erarbeiteten Kenntnisse der Anatomie und des physiologischen Ablaufs der Verdauungsvorgänge erleichtert (Cunnington 1963, von Dehn 1931, Fischel 1908, Hardy and Mac Dougall 1895, Hasler 1935 u. 1937, Krüger 1925, Peters 1966 u. 1968, Vonk 1960).

Daphnia pulex gehört zu den Planktonfiltrierern. Die Größe der geschluckten Teilchen beträgt bis zu 20 μ . Über den Filtrationsmechanismus der borstenbesetzten Blattfüße und die Weiterleitung der Nahrungspartikel durch Wasserströmungen und die Mandibeln vor die vordere Öffnung des Oesophagus siehe bei Cannon (1933), Kaestner (1967) und Storch (1926). Eine peristaltische Welle des Vorderdarms befördert die Nahrungsteilchen in den Mitteldarm, wo sie in den vorderen zwei Dritteln meist locker verteilt im Darmsaft schwimmen und durch lange antiperistaltische Wellen hin und her bewegt werden, um sich schließlich im hinteren Drittel zu einer dichten Masse zusammenzuballen. Dort herrschen kleinere frequente antiperistaltische Wellen vor, welche diese Masse nicht mehr verschieben können, sondern nur noch einen gewissen Mischungs-effekt haben. In bestimmten, von der Nahrungsmenge abhängigen

Perioden werden Teile der Kotmasse durch eine rasche peristaltische Bewegung des Hinterdarms nach außen entlassen.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen dieser Gewebe liegen meines Wissens bei dieser Art noch nicht vor. Deshalb soll in dieser Arbeit die Morphologie der verschiedenen Epithelien des Darmtraktes von *Daphnia pulex* mitsamt dem darunterliegenden Bindegewebe der Kutikula und der peritrophischen Membranen dargestellt werden. Zum Vergleich dienen Befunde entsprechender Strukturen an anderen Arthropoden (Noirot et Noirot-Timotheé 1960, Peters 1966 u. 1968, Waterhouse and Wright 1960).

Zugleich wird versucht, aus den morphologischen Gegebenheiten einige Schlüsse über die Funktionen der untersuchten Zellarten zu ziehen und insbesondere etwas über die Stellung der Leberhörnchen im Verdauungsgeschehen in Erfahrung zu bringen. Da Vorder- und Enddarm in cytologischer Hinsicht einander weitestgehend entsprechen, wurde der Enddarm in dieser Arbeit nicht mitbehandelt.

II Material und Methoden

Die Daphnien wurden teilweise vor der Fixierung einen Tag lang in bakterienhaltigem, durchlüftetem Wasser gehalten. Ein weiterer Teil der Tiere hungerte vier Tage in regelmäßig gewechseltem Leitungswasser, das in Berlin für die Tiere nicht schädlich ist. Die Fixierung erfolgte in 1%iger gepufferter OsO_4 -Lösung. Hierzu wurden die Daphnien mit einer Pipette aus dem Wasser gefangen und auf ein Uhrglas-schälchen gebracht. Von da aus war es leicht, sie mit einer gebogenen Pinzette in die Fixierlösung zu bringen, wodurch eine ins Gewicht fallende Verdünnung der Lösung vermieden wurde. Die Fixierungszeit betrug ca. 90 Minuten. Nach dem Auswaschen in physiologischer Kochsalzlösung und Entwässerung in der aufsteigenden Acetonreihe wurden die Tiere in Mikropal (Fa. Ferak - Berlin) eingebettet. Am Porter-Blum Mikrotom gefertigte $0,5\text{-}\mu$ dicke Schnitte dienten - in 1%iger wässriger Giemsa-Lösung mit Boraxzusatz - der Orientierung. Die Dünnschnitte wurden am Servall Mikrotom hergestellt, auf Blenden gezogen und mit Uranylacetat (gesättigte alkoholische Lösung) und Bleihydroxyd (nach Reynolds) kontrastiert. Aufnahmen: Siemens-Elmiskop I; Strahlspannung: 80kV. Belichtet wurden Hartplatten der Firma Gevaert/Agfa. Die Vergrößerung erfolgte $3\frac{1}{2}$ mal auf Papiere verschiedener Gradation.

III Befunde

A Oesophagus

1. Lichtmikroskopische Beobachtungen

Die Wand des Vorderdarms besteht aus 3 Lagen: 1.) dem einschichtigen bzw.-reihigen, von der Cuticula bedeckten Epithel. 2.) einem darauffolgenden weitgehend zellfreien Raum, dem Interstitium und 3.) peripheren Muskelzellen, die ringförmig, längs oder senkrecht verlaufen (Abb. 1). Die vordere und die hintere Wand des Oesophagus unterscheiden sich voneinander bezüglich der Dicke und der muskulären Zusammensetzung. Die vordere Wand ist dicker und enthält neben den ringförmigen und senkrecht einstrahlenden Muskelzellen eine Längsmuskelschicht, die in der hinteren Wand nicht vorkommt. Während die senkrecht zum Oesophagus liegenden Muskelzellen zwischen den Ringmuskeln hindurchziehen, münden die Längsmuskeln am oberen Ende des Vorderdarms hinter der letzten Ringmuskelzelle vor dem Mitteldarm in die vordere Wand des Oesophagus ein und ziehen unmittelbar unterhalb der Ringmuskeln zum unteren Ende hin in Richtung Lippe. Die Querschnitte der Ringmuskelzellen sind in der vorderen Wand deutlich größer und höher als in der Hinterwand. Auch das Epithel und der zellfreie Raum haben in der Vorderwand, zumal im unteren Bereich, eine größere Breite. Die Kutikula verläuft nicht glatt, sie ist an vielen Stellen eingekerbt oder gebuchtet.

Der Oesophagus stülpt sich cervix-artig in das Lumen des Mitteldarms ein (Abb. 8). An dem Aufbau dieser Einstülpung beteiligen sich alle eben genannten Schichten. Jedoch liegt die Schicht der sehr unregelmäßig geformten Muskelzellen hier zentral, allseits vom zellfreien Raum umgeben.

Das Interstitium ist in den unteren Teilen des Vorderdarms relativ schmal - in der Vorderwand jedoch breiter als in der Hinterwand - wird aber in Richtung Mitteldarm immer breiter. Das Epithel ist in den unteren Teilen des Oesophagus flach, in den oberen Gegenden und ganz besonders in der medialen Wand der Einstülpung in den Mitteldarm deutlich mehrreihig, wobei die Zellen hier auch größer erscheinen.

2. Epithel und Kutikula

Das Epithel setzt sich aus unregelmäßig geformten Zellen mit langen, oft blattartig verdünnten, verzweigten Ausläufern zusammen (Abb. 1 u. 2). Diese Zellen stülpen fingerförmige, mitunter recht plumpe Fortsätze (Interdigitationen) ineinander ein. Der Interzellularspalt ist auffallend schmal (50-70Å). "Tight junctions" konnten nicht mit Sicherheit ausgemacht werden, da die Zellmembranen oft "umkippen", das heißt schräg im Schnitt verlaufen. In der Nähe der Kutikula wurden primitive Desmosomen gefunden: der Interzellularspalt ist hier erweitert (auf 150Å) und verdichtet, auch an den Zellmembranen sind deutlich Verdichtungen zu sehen (Abb. 2 oben). Der Kern der Epithelzellen des Oesophagus ist länglich-oval und kaum gebuchtet. Nucleoli kommen vor, sind aber nicht häufig. Das Zytoplasma erscheint aufgelockert, die Elektronendichte ist gering. Die Zelle enthält mehrere, oft dicht nebeneinander liegende große Golgikomplexe mit enggepackten, zentralen Lamellen und peripheren Vesikeln. Die unregelmäßig gestalteten Mitochondrien sind vom tubulo-cristären Typ. Oft trifft man auf Schläuche des rauen endoplasmatischen Retikulums (ERr). Manchmal umlagern solche ERr-Schläuche eines der Mitochondrien in auffälliger Weise.

Hin und wieder sind große und kleine Vesikel zu finden, die einen fein-filamentären Inhalt mittlerer Elektronendichte haben und oft in der Nähe eines Golgi-Apparates liegen (Abb. 3 oben). Freie Ribosomen sind nicht häufig. Lysosomen finden sich ebenfalls nur selten. Die unmittelbar an der Kutikula gelegenen Zellanteile des Epithels - es handelt sich meist um dünne Ausläufer - enthalten elektronendichte Granula mit einem Durchmesser zwischen 700 - 1000Å. Die an die Kutikula grenzenden Zellmembranen bilden zahlreiche Einstülpungen, denen sehr kleine Granula auf der Innenseite anliegen. Es handelt sich hierbei um "coated vesicles".

Die Kutikula (Abb. 1 u. 2) setzt sich aus 5 Schichten zusammen. Die den Epithelzellen nächstgelegene Schicht ist von sehr unterschiedlicher Breite (zwischen 0,3 - 1,5µ) und besteht aus einer hellen Matrix, in der elektronendichte flockige und granuläre Substanzen eingelagert sind. Die 2. darauffolgende Schicht - ebenfalls unterschiedlich breit

(ca 0,6 - 1 μ) - ist elektronendichter als die erste. Bei genügender Auflösung lassen sich hier feine Mikrofibrillen in der Matrix nachweisen, ebenso aber auch kleine Granula, wie in der ersten Schicht. Diese Granula entsprechen in ihrer Größe den intrazellulär dicht unter der Kutikula gelegenen Granula vollkommen. Die dritte Schicht ist äußerst schmal (400 - 500 $\text{\AA}$) und besitzt eine sehr hohe Elektronendichte. Ihr liegen noch eine zwischen 80 und 100 $\text{\AA}$ dicke hellere und eine ebenso dicke wiederum dunkle Schicht auf.

Aus dem Interstitium der Oesophaguswand ziehen extrazelluläre Filamentbündel zu den Epithelzellen, an deren Membranen sie ansetzen (Abb. 3). Sie stammen von Stützzügen, die das Interstitium in allen Richtungen durchlaufen. Die Zellmembran erscheint an solchen Stellen erheblich verdickt und verdichtet. Den extrazellulären Bündeln entsprechen örtlich und größenmäßig gleiche intrazelluläre Filamentbündel, die von der verdickten Zellmembran in Richtung Kutikula verlaufen. Noch vor der Grenze teilen sich die Bündel in schmalere Stränge auf, die immer elektronendichter werden und schließlich an kleinen fingerartigen Einstülpungen der kutikulären Zellmembran ansetzen (Abb. 2 unten). Auch hier sind die Membranen wieder verdickt und verdichtet. Innerhalb dieser Einstülpung - nun also schon in der kutikulären Substanz selbst - läuft ein schmaler, stark elektronendichter Strang durch die ersten beiden Schichten der Kutikula. Ob er auch die dritte der genannten Schichten erreicht, konnte nicht sicher entschieden werden. Bei sehr hoher Auflösung wurde beobachtet, daß von der Membran der Zelleinstülpungen extrazellulär feine Filamente quer zu dem jeweiligen Strang hinziehen und sich mit ihm vereinigen.

3. Interstitium

Obwohl dieser nur von wenigen Zellen durchsetzte Raum sich häufig zwischen die Muskel- und Epithelzellen erstreckt, erreicht er doch nie die Kutikula. In der hellen Grundsubstanz liegt flockiges, manchmal netzartig miteinander verbundenes Material neben filamentären Gebilden (Abb. 3 unten links). Letztere zeigen sich besonders in der Nähe von

Zellen, bzw. deren Ausläufern. An manchen Stellen herrscht ein mehr membranartig geformtes Material vor. Diese Lamellen laufen teils parallel, teils verbinden sie sich miteinander, wobei die optisch leeren Zwischenräume oft miteinander kommunizieren, so daß der Eindruck eines Labyrinths entsteht (Abb. 1 Inset). In diesem Raum sind längsverlaufende Muskelzellen (nur Vorderwand) und Ausläufer anderer Zellen zu finden, deren Zytoplasma dem der Epithelzellen in jeder Hinsicht gleicht. Letztere haben eine besondere Beziehung zu dem umliegenden Filamentgerüst: An den Enden der Ausläufer umschließen dünne Zytoplasmafortsätze einen kleinen, extrazellulären Raum, wobei eine Kommunikation zum Interstitium gewahrt bleibt. An der nach außen gelegenen Zellmembran setzen Filamentzüge an, die zu den Zellausläufern in etwa parallel verlaufen, also von hinten kommen (Abb. 3 oben). Man findet hier wiederum dieselben Membranveränderungen wie oben beschrieben, ebenso auch die entsprechenden intrazellulären Filamenthaufen, die an derselben Membranstelle innen ansetzen, bzw. ihren Ursprung haben. Die Feinstruktur der Muskelzellen soll in dieser Arbeit nicht beschrieben werden.

In der Einstülpung des Oesophagus in den Mitteldarm herrschen ähnliche Verhältnisse (Abb. 8). Die Kutikula ist hier jedoch auf dem Wölbungsmaximum erheblich dicker und die Oberfläche mehr gebuchtet. Das Interstitium enthält häufig auffällige elektronendichte Flecken von verhältnismäßig großer Fläche (bis ca $6\mu^2$), die in der Wand des Vorderdarmrohres kaum vorkommen. Die zentral liegenden Muskelzellen zeigen recht unregelmäßige Verlaufsrichtungen der Fibrillen, insgesamt können diese Zellen noch als Ringmuskeln bezeichnet werden.

Die strukturellen Verhältnisse des Übergangs vom Oesophagus zum Mitteldarm werden gesondert beschrieben (s.u.).

B Mitteldarm

1. Lichtmikroskopische Beobachtungen

Das Epithel des Mitteldarms ist überall einschichtig. Die kubischen bis zylindrischen Zellen sind etwa 7-8 μ groß und sitzen einer dicken Basalmembran auf. Das Darmrohr ist von Ringmuskelzellen umgeben, deren Querschnittflächen - verglichen mit denen des Vorderdarms - recht klein sind. Sie liegen auch weiter auseinander. Im Lumen des Mitteldarms sieht man die peritrophischen Membranen, welche die Chymusteilchen umhüllen. In dem Raum zwischen diesen Membranen und den Darmzellen wurden nie Chymusteilchen beobachtet. Die Epithelzellen der Leberhörnchen (Mitteldarmdivertikel) sind etwas kleiner als die des Mitteldarms. Im Lumen fehlt hier die peritrophische Membran. Auch Chymusteilchen sind lichtmikroskopisch nicht zu entdecken.

2. Epithel

An den Darmzellen fällt sofort der bipolare Bau auf (Abb.4). In das Lumen stülpen sich zahlreiche, etwa 3 μ lange und 0,2 μ breite Mikrovilli vor, deren zytoplasmatischer Aufbau fein-retikulär und etwas elektronendichter als das übrige Zytoplasma der Darmzelle ist. Dieses fein-retikuläre Material setzt sich noch eine kleine Strecke in die Zelle hinein fort und bildet das sog. "terminal web". Zwischen den Mikrovilli liegt meistens granuläres Material mittlerer Elektronendichte. Der lumenwärts gelegenen Zellmembran sitzt eine feine extrazelluläre Membran (surface coat) auf, welche mit der äußeren Lage der "unit membrane" verschmolzen ist. In einer hellen Matrix liegt eine Fülle von Organellen, die insgesamt die Zelle mehr oder weniger dunkel erscheinen lassen (Abb.4, 5 oben, 6 oben). Auffällig sind die großen Mengen des ERr, oft mit parademäßig hintereinander aufgereihten Schläuchen. Häufig findet man Kern und Mitochondrien von diesen Schläuchen umringt, bzw. wallartig umlagert. Der Kern ist sphärisch, hell und enthält einen großen elektronendichten Nucleolus. Die perinucleäre Zisterne ist wie bei allen bisher überprüften Zelltypen von *Daphnia* relativ weit und von vielen

Penetrationen unterbrochen. Die nur in geringer Zahl vorhandenen Mitochondrien haben eine unregelmäßige Oberfläche und sind wiederum vom tubulo-cristären Typ. Große Golgi-Apparate treten zu mehreren in einer Zelle auf. Freie Ribosomen kommen vor, manchmal sieht man sie in Haufen angeordnet. Ein hervorstechendes Merkmal der Mitteldarmzelle sind die Lysosomen, die in den verschiedensten Erscheinungsformen vorkommen: Multivesikuläre und multigranuläre Körper, von einer dreischichtigen Membran umgeben, im Einschmelzungsprozess befindliche Zellorganellen, Myelinfiguren, Restkörper und andere Formen liegen überall in der Zelle. Rundliche und gezackte Lipidtropfen sind oft zu finden. Weiterhin treten fast regelmäßig zwei Vesikelarten auf: 1.) Apikal gelegene Vesikel, die bis zu $0,3\mu$ groß werden können (Abb. 4 Inset). Ihre Hülle besteht aus einer dreischichtigen Membran. Sie enthalten vielfach etwa $200-300\text{\AA}$ große Granula mittlerer Elektronendichte, dazu auch einen oder mehrere sphärische Körper ($400-500\text{\AA}$), die lebhaft an die Vesikel der multivesikulären Körper erinnern. 2.) größere Vesikel (bis etwa $0,8\mu$), die einen diffusen fein-filamentären Inhalt mittlerer Elektronendichte und selten auch lamelläre Bestandteile aufweisen. Auch sie haben eine dreischichtige Membran. Diese Vesikel sind in der Mitte der Zelle am größten und mehr oder weniger eingebuchtet. Apikal und in der Nähe von Golgi-Komplexen (Abb. 7 Inset) sind sie kleiner und völlig rund.

Die Membranen benachbarter Zellen, die einen durchschnittlichen Abstand von etwa $200\text{\AA}$ voneinander haben, sind an vielen Stellen durch "tight junctions" miteinander verbunden (Abb. 4). Interdigitationen werden selten ausgebildet. Häufiger sind sanfte Ein- und Ausbuchtungen der lateralen Zelloberfläche. Basal finden sich zahlreiche Einfaltungen, Ausstülpungen, Interdigitationen und pseudopodienartige Gebilde, die sich weit in die innere Schicht der Basalmembran vorschieben, allerdings nie die mittlere Schicht erreichen (Abb. 4 u. 7 oben).

Diese Charakteristiken gelten für die Zellen aller Abschnitte des Mitteldarms mit Ausnahme der Leberhörnchen, die unter normalen Bedingungen keine Lipidtropfen zu enthalten scheinen.

Manchmal stößt man auf vereinzelte Zellen, in denen sich Auflösungserscheinungen des Zytoplasmas bemerkbar machen. Dies kann so weit gehen, daß die Zellorganellen nur noch in kleinen Inseln verstreut in einer sonst völlig homogenen hellen Matrix schwimmen (Abb. 6 unten).

Bei starkem Nahrungsmangel treten deutliche Veränderungen in der Struktur einiger Zellorganellen auf (Abb. 7 unten). Das ERr ist jetzt zumeist vesikulär zerfallen, die Mitochondrien sind aufgelockert, die Zahl der Cristae scheint vermindert. Viele sternförmige Lipidkörper liegen frei in der Zelle, während mehr rundliche und kleinere Lipidtropfen innerhalb von Lysosomen auftreten. Auch die Golgi-Komplexe sind oft stark deformiert und geschwollen. In den Leberhörnchen kommen nun ebenfalls Lipidtropfen vor. Die Sekretgranula sind kleiner und ihr Inhalt wirkt elektronendichter als in den Zellen gefütterter Tiere.

3. Basalmembran

Die Basalmembran, der die Mitteldarmzellen aufsitzen, unterteilt sich in drei Schichten, deren Dicke erheblich wechseln kann (Abb. 4 u. 7 oben). Die innerste Schicht hat eine mittlere Elektronendichte. In sie laufen die basalen Ausstülpungen der Epithelzellen eine gewisse Strecke weit hinein. Der von solchen Zellausstülpungen freie Teil dieser Schicht ist ca 1500 - 3000Å dick. Darauf folgt eine dichtere Schicht mit einer Dicke von etwa 1500Å. Außen liegt wiederum eine hellere Schicht, deren Dicke und Elektronendichte der innersten Lage entsprechen. Lange Filamentzüge verlaufen hauptsächlich in der mittleren, aber auch in geringerer Anzahl in der äußeren Schicht. Die innerste Lage besteht fast nur aus feinfilamentärem Material. Ein Teil der äußeren Schicht der Basalmembran umhüllt die Ringmuskelzellen.

4. Peritrophische Membranen

Die zwischen Epithel und Chymus gelegenen peritrophischen Membranen zeigen in Quer- und Längsschnitten hauptsächlich fein- und grobfilamentäres Material (Abb. 5 unten). Dabei

konnte nicht genau festgestellt werden, ob nicht auch lamelläre Gebilde vorkommen. Bei höherer Auflösung ist zu erkennen, daß diese Filamente aus ca 80Å großen, kettenförmig aneinandergereihten Granula bestehen. Es ist deutlich zu sehen, wie Detritusflocken und einzellige Nahrungsbestandteile sich in diesem Filz verfangen und so kaum in den Raum zwischen den Membranen und dem Darmepithel vordringen können. Im Lumen der Divertikel wurden elektronenmikroskopisch keine Anteile peritrophischer Membranen gefunden.

C Übergang zwischen Oesophagus und Mitteldarm

Die Basalmembran des Mitteldarms strahlt breitfächrig in den lateralen Teil des Interstitiums der Vorderdarneinstülpung ein (Abb. 8), welches eine weit geringere Elektronendichte hat. Ein dünner Teil der BM zieht noch eine lange Strecke unterhalb der Ringmuskelzellen entlang und sendet Ausläufer zu den Epithelzellen (s.o.). Verzweigte Füßchenfortsätze der letzten Epithelzelle und der angrenzenden Darmzelle laufen eine relativ lange Strecke in die BM hinein. Die letzte Epithelzelle grenzt unmittelbar an die erste Darmzelle, indem ein Ausläufer von ihr die hier dünnste Stelle des gesamten Intestinaltraktes überbrückt. Dabei schmiegt sie sich dicht an die Darmzelle an. Darunter befindet sich nur noch die allerdings stark verbreiterte BM. Die Kutikula wird über dieser letzten Epithelzelle immer schmaler und hört völlig auf, mit Ausnahme der letzten beiden Schichten, die noch weiter über der Membran der ersten Darmzelle hinweg bis zu der Stelle verlaufen, wo die ersten Mikrovilli beginnen. Dort brechen sie plötzlich ab (Abb. 9 unten). Hier beginnt auch die peritrophische Membran. Sie liegt am Anfang noch den Darmzellen dicht auf, um sich dann erst später von ihnen abzuheben.

Die Schnitte eines Tieres ergeben ein etwas anderes Bild (Abb. 9 oben). Hier endet die Kutikula breit an einer Zelle, von der nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, ob es sich um eine Darm- oder Oesophagusepithelzelle handelt. Sie sendet lange, dünne (mikrovilli-ähnliche) und auch plumpe Fortsätze in die Kutikula hinein und hat noch keine freien Mikrovilli. Die daran angrenzende Darmzelle hat sehr kurze und breitere

Mikrovilli, aber ebenfalls den anfänglich bürstensaumfreien Teil, über dem die schon beschriebenen Schichten der Epikutikula verlaufen. Zu beachten ist, daß sich das Tier gerade in der Häutung befand. Unter der alten Kutikula ist die neugebildete deutlich sichtbar.

IV Diskussion

A Oesophagus

Das ektoblastische Epithel des Vorderdarms hat neben seiner mechanischen Funktion hauptsächlich drei Aufgaben:

- 1.) Die Bildung der Kutikula.
- 2.) Beteiligung an der Produktion der interstitiellen Substanz.
- 3.) Es dient als Haftpunkt für filamentäre Substanzen.

Die Kutikula des Vorderdarms ist eine Fortsetzung der das ganze Tier umgebenden Kutikula. Diese hat jedoch einen in mancher Hinsicht anderen Aufbau (Güldner und Merker, in Vorbereitung): Auch hier besteht - wie bei Arthropoden üblich - eine Unterteilung in mehrere Schichten, mit von innen nach außen ansteigender Elektronendichte. Der innersten Schicht fehlen aber die Granula; in ihr und der mittleren Schicht sind Lamellierungen zu erkennen, abwechselnd hellere und dunklere Lagen, die in der zweiten mittleren Schicht enger gepackt sind, wodurch sie insgesamt elektronendichter erscheint. Auf diese beiden Schichten folgt die sehr elektronendichte Epikutikula, die in gewissen Abständen durch spitz zulaufende Leistenzüge emporgewölbt wird. In der Matrix dieser Leisten liegen zahlreiche Granula mit einer hohen Elektronendichte, die womöglich Kalziumverbindungen darstellen. Bei der unmittelbar hinter dem Kopfgebiet von *Daphnia* beginnenden Karapaxduplikatur entspricht der Aufbau des inneren Blattes wieder weitgehend dem der Vorderdarmkutikula. Diese Befunde ähneln denen anderer Autoren bei verschiedenen Arthropoden (s. Locke 61, Neville 67, Noble Nesbitt 67). Nach deren Ergebnissen müßten sich auch die 1. und 2. Schicht der Vorderdarmkutikula im Wesentlichen aus Chitin und Proteiden in wechselndem Verhältnis zusammensetzen, während die darüberliegenden drei Lagen der Epikutikula zumeist aus Lipiden und Lipoproteiden bestehen dürften und somit die eigentliche Barriere gegen das Eindringen von Wasser darstellen.

Die mehr basal und oft in der Nähe von Golgi-Apparaten befindlichen größeren Vesikel mit dem fein-filamentären Inhalt mittlerer Elektronendichte sprechen für eine Beteiligung der Epithelzellen an dem Aufbau der interstitiellen Substanz.

Das häufige Vorkommen von Schläuchen und Vesikeln des ERr und mehrere Golgi-Komplexe pro Zelle deuten auf eine beachtliche Sekretionsleistung des Epithels hin. Ob die Sekretion gleichzeitig in zwei entgegengesetzte Richtungen erfolgen kann, ist noch ungeklärt. Es ist gut denkbar, daß beides miteinander abwechselt: Neubildung der Kutikula während der Häutung, Ausbau des Interstitiums in der Ruheperiode.

Die Membranen der Epithelzellen dienen mitsamt der Kutikula als Verankerung für filamentäre Substanzen, die das Interstitium in Strängen und Bändern durchziehen. Es ist aus lichtmikroskopischen Befunden schon längere Zeit bekannt, daß die Sehnen der Muskeln bei Insekten und höheren Krebsen ein solches Haftprinzip an den Epidermiszellen und der Kutikula haben (s. Richards 51). In neuester Zeit kamen elektronenmikroskopische Studien an den Insekten *Calpodes ethellus* und *Rhodnius prolixus* hinzu (Lai Fook 67), welche den vorliegenden Befunden in vieler Hinsicht ähneln. Die verdichteten Zonen der Zellmembran mit den dort ansetzenden extra- und intrazellulären Filamenten entsprechen den sog. Hemi-Desmosomen (Kelly 66, Lai Fook 67), mit dem Unterschied, daß bei den von Lai Fook untersuchten Insekten (s.o.) an der verdichteten Membran extrazellulär basalmembranartiges Material und intrazellulär Mikrotubuli ansetzen. Die Einstülpungen der kutikulären Zellmembran, zu denen die intrazellulären Filamente hinziehen, um wiederum Hemi-Desmosomen zu bilden, werden von Lai Fook "sockets" genannt, was auf deutsch soviel wie "Steckhülse", "Buchse" oder "Fassung" bedeutet. Die bereits in der Kutikula liegenden Stränge, die von den "sockets" an ihrer Basis umfaßt werden, bezeichnet dieselbe Autorin als Tonofilamente.

Zweifellos ist die Bedeutung der Verankerung von Filamenten an Epithelschichten oder auch Bindegewebsstrukturen (Schwarz 1963) bisher noch zu wenig berücksichtigt worden. Aus den hier vorliegenden Beobachtungen ist zu entnehmen, daß auch nichtmuskuläre, aus Filamenten bestehende Bindegewebsselemente ein solches Verankerungsprinzip haben.

Drei Mechanismen gewährleisten den Zusammenhalt der Epithelzellen untereinander. 1.) Vielgestaltige Interdigitationen 2.) Ein sehr schmaler Interzellularspalt. Diese Membranbeziehungen fallen eindeutig unter die sog. "close contacts" nach Peters (1962). 3.) Primitive desmosomenartige Haftpunkte an den Zellgrenzen dicht unterhalb der Kutikula.

Auffällig ist die stark ausgeprägte interstitielle Hülle um den Vorderdarm. Die Architektonik mit den Filamentzügen und Lamellensystemen läßt nicht nur an eine Stütz- und Füllfunktion, sondern ebenso an eine mechanische Pufferfunktion denken. Das Interstitium liegt wie ein Wasserkissen zwischen dem starken Muskelwall und der Epithelwand. In Analogie zu ähnlichen basalmembranartigen Substanzen bei anderen Tierarten kann angenommen werden, daß dieses interstitielle Gerüst aus Mukopolysacchariden und Proteinen, wahrscheinlich aus Kollagen besteht (v.Bruchhausen und Merker 1967). Tatsächlich konnte Günther (pers. Mitteilung) mit der Methode von Neumann und Logan (1950) in *Daphnia* Hydroxyprolin nachweisen. Es ist deshalb durchaus wahrscheinlich, daß ein gewisser Teil des interstitiellen Materials - zumal die Filamente - und auch der Basalmembran des Mitteldarms aus Kollagen besteht (Güldner und Merker, im Druck). Da sowohl die Mukopolysaccharide als auch niedermolekulares Kollagen wegen der relativ zahlreichen polaren Gruppen eine starke Wasserbindungsfähigkeit haben, ist die oben erwähnte Pufferfunktion gut vorstellbar.

B Mitteldarm

Das einschichtige Epithel des Mitteldarms ist entoblastischen Ursprungs. Die sehr große Zahl der Elemente des ERr, oft parademäßig angeordnet und wallartig um Mitochondrien gruppiert, weist auf eine lebhaftete Sekretion proteinhaltiger Substanzen hin (Caro und Palade 1964). Dabei fällt auf, daß keineswegs immer "parademäßige" Formationen der ER-Schläuche zu finden sind, was auf einem periodischen Arbeitswechsel der Darmzelle beruhen könnte. Eine solche Periodik wurde bereits bei höheren Krebsen nachgewiesen

(Hirsch und Jacobs, 1929 u. 1930). Die überall im Mitteldarm anzutreffenden großen Vesikel mit dem aufgelockerten feinfilamentären und granulären Inhalt enthalten sehr wahrscheinlich Sekretionsprodukte und damit wohl auch die Verdauungsenzyme. Sie ähneln zum Beispiel den Sekretionsgranula in den Drüsenzellen der Nasenschleimhaut des Menschen kurz vor deren Ausstoßung (Merker 67), in denen Mukopolysaccharid-Proteinkomplexe und hydrolytische Enzyme gefunden wurden. Allgemein gilt, daß - abgesehen von verschiedenen Konzentrationsverhältnissen - proteinreiche Sekrete häufig elektronendichte Granula bedingen, während mukopolysaccharidreiche Sekrete in den Granula oft aufgelockert erscheinen. Man kann deshalb vermuten, daß die hier vorliegenden Vesikel wenigstens zum Teil Mukopolysaccharide enthalten. Der Produktionsweg dieser Substanzen ist noch nicht vollständig geklärt. Wie die Proteine werden sie aber auch über die Golgiapparate in kleine Vesikel abgepackt, die später zu größeren konfluieren. Solche kleineren Vesikel konnten mit dem gleichen Inhalt wie die großen innerhalb von Golgi-Komplexen beobachtet werden. Sollte es zutreffen, daß in diesen Vesikeln sowohl Proteine als auch Mukopolysaccharide enthalten sind, so müßten also alle Mitteldarmzellen einschließlich der Leberhörnchen beide Substanzen produzieren, da sie ohne Ausnahme die gleichen Sekretgranula besitzen. Dabei wird das Verhältnis der beiden Komponenten möglicherweise variabel sein. Durchaus denkbar ist es, daß in den einzelnen Teilen des Mitteldarms unterschiedliche Fermente produziert werden. Manche Befunde weisen vielleicht in diese Richtung. So fand z.B. Fischel (1908) mit Vitalfärbungen deutliche Differenzen zwischen den Leberhörnchen und dem Mitteldarm. Leider gelang es jedoch nicht, solche Differenzen morphologisch zu erfassen.

Auch andere Untersuchungen konnten Funktionsunterschiede in den einzelnen Darmabschnitten wahrscheinlich machen. Eigene Beobachtungen an *Daphnia longispina* (aus einem Teich im Universitätspark von Oxford), einer nahe verwandten Art, zeigten, daß in den vorderen zwei Dritteln des Mitteldarms und in den Divertikeln ein saures Milieu herrscht, während der Darmsaft im letzten Drittel mehr zu einer leicht alkalischen

Reaktion neigt. Dies stimmt mit den Befunden von Hasler (1935) in etwa überein. Von Dehn (1931) fand ganz vorn und in den Leberhörnchen einen pH-Wert von 5,4 - 5,6, mehr zur Mitte zu einen pH-Wert von 6. Demnach könnten in den vorderen Anschnitten des Darms manche Enzyme zu besserer Wirkung kommen als dahinter, während die Aktivität anderer noch eingeschränkt wird. Dies könnte die Ergebnisse von Dehns (1931) erklären, die eine Andauung von Fibrin nur in den vorderen Teilen des Mitteldarms fand, nicht aber in den hinteren. Die pH-Werte des Mitteldarmsaftes scheinen bei den Daphniden jedoch nicht immer konstant zu sein. Cunningham (1909), Krüger (1925) und Waterman (1960) geben stark voneinander abweichende Werte an.

Das Enzymspektrum im Mitteldarm von *Daphnia pulex* wurde schon von Hasler (1935) näher untersucht. Er wies Proteasen, Kohlehydrate und Fette verdauende Enzyme nach. Die Proteasen scheinen vor allem vom sog. tryptischen Typ zu sein, deren Wirkungsoptimum mehr im neutralen Bereich liegt. Peptische Enzyme fand Hasler nicht. In einer weiteren Arbeit (1937) bewies er die Existenz mehrerer Peptidasen, nämlich einer Aminopolypeptidase, einer Carboxypolypeptidase und eines Enzyms, das Leucylglycin spaltet.

Der Aufbau und die Funktion der peritrophischen Membranen waren bisher die Ziele zahlreicher Untersuchungen bei vielen Tierarten (Georgi 1969, Peters 1966 u.1968). Sie tritt anscheinend bei allen Arthropoden, aber auch unter Vertretern anderer Tierstämme auf. Meistens besteht sie bei den Arthropoden aus Mukoproteiden und Chitin. Diese Substanzen bilden zumeist einen aus Filamenten zusammengesetzten Filz, der sich wie ein Strumpf, mehr oder weniger zusammenhängend, um den Chymus legt. Der Durchmesser der "Poren" in diesem Filz - also das effektive Porenäquivalent - bestimmt in vielen Fällen die Größe der Chymusteilchen, die bis zur Darmzelle vordringen. Die Nahrung muß deshalb in erheblichem Maße angedaut und zerkleinert werden, um die p.M. passieren zu können. Ihre Aufgabe liegt u.a. in dem Schutz der empfindlichen Epithelzellen vor Verletzungen durch sperrige Nahrungsteile, wie z.B. Diatomeen. Zudem hindert sie potentiell Parasiten am Eindringen in den Organismus. Bei den bisher

untersuchten Arthropoden kann die p.M. entweder von allen oder nur von den vordersten Mitteldarmzellen gebildet werden. Es bleibt noch unklar, wie Daphnia sich hierbei verhält. Die p.M. liegt nur den vordersten Darmzellen und auch denen im hintersten Drittel eng an; dies kann jedoch durch den Druck der Oesophaguseinstülpung gegen die ersten Mitteldarmzellen einerseits und durch den Druck der im hinteren Drittel stark zusammengeballten Chymusmassen andererseits bewirkt sein, sagt also nicht unbedingt etwas über den Produktionsort aus. Nähere Aufschlüsse für das vorliegende Problem geben wahrscheinlich autoradiographische Untersuchungen.

Bei den im apikalen Bereich der Epithelzellen vorkommenden kleineren Vesikeln ist es anzunehmen, daß sie phagozytischen, bzw. pinozytotischen Ursprungs sind. Der Durchmesser phagozytierter Teilchen überschreitet in keinem Fall eine Grenze von etwa $400\text{\AA}$. Manchmal fanden sich unmittelbar vor dem Bürstensaum weit größere Partikel. Ob auch sie schon phagozytiert werden können, bleibt noch ungeklärt. Die bis zu $500\text{\AA}$ großen sphärischen Körper, die vereinzelt oder zu mehreren zusätzlich in den Vesikeln vorkommen, stammen wohl aus der Zelle selbst und bilden den Beginn der multivesikulären und granulierten Körper, die allgemein zu den Lysosomen gerechnet werden. Als Abbauzentren sorgen sie für die weitere Verarbeitung der resorbierten Nährstoffe (De Duve, Lit. s. 1963).

Neben solchen Phagolysosomen sind auch Zytolysosomen zu erkennen, in denen zelleigenes Material eingeschmolzen wird (Abb. 7). Durch Fütterungsversuche mit Ferritin oder Goldsol könnte das Schicksal der resorbierten Nährstoffe in der Darmzelle hier besser geklärt werden. Richtungsweisend sind in dieser Hinsicht die Versuche von Clark (1959) und von Gordon et al. (1965). Lipidkörper sind in den Darmzellen mit Ausnahme der Leberhörnchen in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot in wechselnder Menge anzutreffen. Ihre Anwesenheit deutet auf eine Speicherung von Lipiden in diesen Zellen, durch die eine Überladung der Hämolymphe an Fettstoffen vermieden wird. Fraglich ist, ob es sich dabei um aktives Geschehen handelt, oder ob die das Fett weiterverarbeitenden

und weiterleitenden Mechanismen von einer bestimmten Grenze ab ganz einfach überfordert sind und erst nach und nach die angesammelten Depots beseitigen können. Interessant sind in diesem Zusammenhang die Versuche von Dehns (1931), die Daphnien mit einer Suspension aus Olivenöl und Kieselgur fütterte. Sie beobachtete nach der Fütterung zuerst eine langsame Größenzunahme und darauf wieder eine Größenabnahme von Fetttröpfchen in der Darmzelle. Nach ca 15 Std. waren die Fetttröpfchen verschwunden. Am Anfang und Ende dieses Zeitraums trat in den resorbierenden Zellen eine rauchgraue Färbung auf.

Der Zusammenhalt der Zellen untereinander wird durch "tight junctions" gewährleistet. Die in die innere Schicht der Basalmembran hineinragenden basalen Zellausstülpungen bewirken eine gute Verankerung. Die "tight junctions" versperren den Nährstoffen den Weg durch die Interzellularspalte, verhindern also eine unkontrollierte Durchwanderung der Darmwand. Daneben könnten sie zusätzlich einen beschleunigten Austausch von Ionen und anderen Stoffen zwischen den benachbarten Zellen und somit vielleicht auch eine zeitliche Koppelung gewisser Arbeitsvorgänge bewirken (Farquhar und Palade 1965, Loewenstein und Kanno 1964). Die basalen Zellausstülpungen erinnern an die Verhältnisse an den basalen Teilen der proximalen Tubuluszellen der Säugerniere, wenn auch bei Daphnia die Mitochondrien keine unmittelbare Beziehung zu der Zellmembran aufnehmen. Dennoch ist es wahrscheinlich, daß die Vergrößerung der basalen Zelloberfläche auf den Salz-Wasser-Transport und die Weiterleitung von Nährstoffen von der Darmzelle in die Haemolymphe einen fördernden Einfluß hat.

Die Bedeutung der eigentümlichen hellen Zellen, deren Zytoplasma mitsamt den Organellen durch eine elektronenoptisch leere Substanz immer mehr verdrängt wird, ist noch unklar. Einmal könnte es sich dabei um den morphologischen Ausdruck einer Zellmauserung handeln. Es könnten aber auch holokrin sezernierende Zellen sein, die möglicherweise etwas mit der Schleim- und Enzymproduktion zu tun haben. Dafür spricht, daß die Organellen in diesen Zellen in keiner Weise degeneriert, sondern noch voll funktionsfähig erscheinen.

Bedenkt man nun rückblickend die geringfügigen morphologischen Unterschiede zwischen den Zellen der Leberhörnchen und denen des übrigen Mitteldarms, so muß man annehmen, daß - trotz vermutbarer funktioneller Differenzen - die Leberhörnchen phylogenetisch recht frühe Differenzierungsstadien sind, die noch am Anfang der Entwicklung zu höherer Spezialisierung stehen.

Die degenerativen Erscheinungen der Darmzellen nach längerem Hungern bilden das morphologische Substrat einer verringerten Proteinsynthese. Das ERr ist nahezu völlig vesikulär zerfallen; auch die Energiebildung ist zurückgegangen, was an der verminderten Zahl der Cristae und der Vergrößerung des intercristären Raums zu erkennen ist. Dabei mag die Energiebildung im Sinne eines Anpassungsvorganges gedrosselt worden oder sogar schon gestört sein. Auch die häufigen, sternförmigen Lipidgranula, die hier recht oft in Lysosomen eingeschlossen sind und jetzt sogar auch in den Leberhörnchen auftreten, mögen der Ausdruck einer immer mehr brachliegenden Stoffwechselleistung der Zelle sein. Nach den Untersuchungen von Bensch et al. (1961) muß angenommen werden, daß eine geschädigte Zelle häufig noch in der Lage ist Fett zu resynthetisieren, jedoch nicht mehr Eiweiß produzieren kann. Andererseits vermag Fett die Zelle nur mit einer Proteinhülle zu verlassen. Bei einer Störung der Proteinsynthese kommt es also zu einer Fett-Akkumulation in der Zelle (Schwarz et al. 1964).

C Übergang zwischen Oesophagus und Mitteldarm

Besonderes Interesse gilt an dieser Stelle dem Übergang vom Oesophagus zum Mitteldarm, also der Grenze zwischen ento- und ektoblastischem Gewebe. Auffallend ist, daß die zwei lumennächsten Schichten der Kutikula noch ein Stück weit auf der ersten Darmzelle weiter verlaufen, genau bis zum ersten Mikrovillus. Es liegt nahe, daran zu denken, daß auch die erste Mitteldarmzelle zur Bildung von kutikulärem Material befähigt ist. Eine solche Konstruktion führt zu einem besseren Zusammenhalt der ektoblastischen und entoblastischen Anteile an der Übergangsstelle. Ob noch weitere Gründe dafür vorliegen, bleibt dahingestellt.

V Zusammenfassung

Am Vorder- und Mitteldarm von gefütterten und hungernden Daphnien wurde die Ultrastruktur der Epithelien und des Stützgewebes untersucht.

Die Wand des Vorderdarms besteht aus dem mehrreihigen Epithel mit einer daraufsitzenenden Kutikula, einer mehr oder weniger breiten interstitiellen Schicht aus basalmembranartigem Material und Muskelzellen. Das Epithel produziert die kutikuläre und wenigstens einen Teil der interstitiellen Substanz. Zusätzlich dienen die Zellmembranen des Epithels als Ansatzpunkte für intra- und extrazelluläre Filamentbündel. Die interstitielle Substanz selbst hat neben ihrer Aufgabe als Binde- und Stützgewebe sicherlich auch eine mechanische Pufferfunktion zwischen Muskel- und Epithelverband.

Die Wand des Mitteldarms besteht aus dem einschichtigen Epithel, das einer dicken Basalmembran aufsitzt. Außen herum liegen Ringmuskelzellen. Am vorderen Ende besitzt der Mitteldarm zwei Divertikel (Leberhörnchen). Der Chymus wird von peritrophischen Membranen umhüllt. Das morphologische Substrat der Sekretions- und Resorptionstätigkeit der Mitteldarmzellen läßt sich elektronenmikroskopisch gut darstellen. Die Morphologie der Darmepithelien hungernder und gefütterter Tiere zeigt Unterschiede. Die Zellen der Leberhörnchen und des übrigen Mitteldarms differieren hinsichtlich ihrer Ultrastruktur kaum voneinander. Die Leberhörnchen sind deshalb als noch sehr frühe Stadien in der Entwicklung zum Hepatopankreas anzusehen. Die Stelle des Übergangs vom ektoblastischen Vorderdarmepithel zum entoblastischen Mitteldarmepithel konnte bei günstiger Schnitt- richtung dargestellt werden.



Schema: *Daphnia pulex*, A=Auge, B=Blattfüße, De=Enddarm, Dm=Mitteldarm, Dv=Vorderdarm, H=Herz, L=Divertikel, R=Ruderfüße, Z=Zentralganglion.
(verändert nach: Matthes)

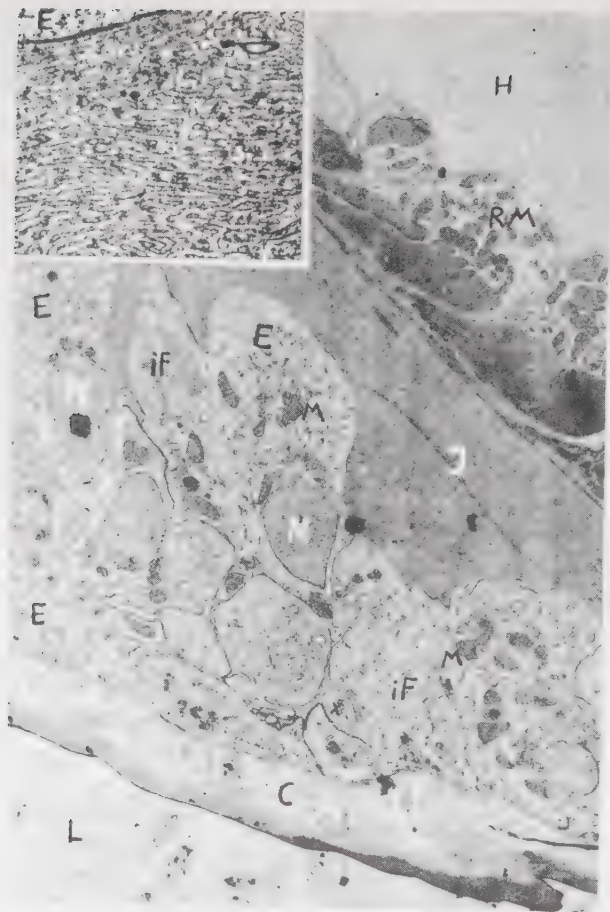


Abb.1: Längsschnitt durch die Oesophaguswand.
 C= Kutikula, E=Epithelzellen, iF=intrazelluläre Fila-
 mente, H=Haemocoel, I=Interstitium, L=Lumen, M=Mito-
 chondrien, N=Zellkern, RM=Ringmuskelzelle, x=Inter-
 digitationen. Vergr.:7000
 Inset: Ausschnitt aus dem Interstitium mit parallel
 verlaufenden Lamellensystemen.
 E=Anschnitt einer Epithelzelle. Vergr.:12000

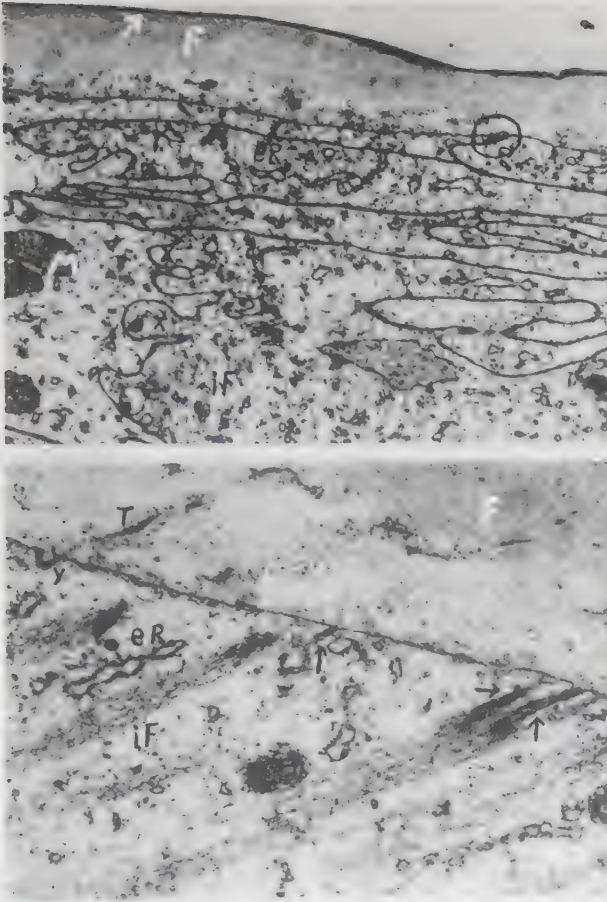


Abb. 2 oben: Oesophagusepithel mit Kutikula.

eR=rauhes endoplasmatisches Reticulum, F=Filamente der 2. Kutikulaschicht, iF=intrazelluläre Filamentbündel, M=Mitochondrien, o=desmosomenartiger Haftpunkt, Pfeil=Epikutikula (ihre 3 Schichten können mit einer Lupe deutlich ausgemacht werden), x=Interdigitationen, Vergr.:15000

unten: Apikaler Teil einer Vorderdarmepithelzelle mit darüberliegender Kutikula, von der nur die beiden ersten Schichten zu sehen sind. iF=intrazelluläre Filamente, die zu den sog. "sockets" (Pfeile) hinziehen. eR=rauhes endoplasmatisches Reticulum, F=Filamente der 2. Kutikulaschicht, T="Tonofibrillen", y="coated vesicles", Vergr.:40000

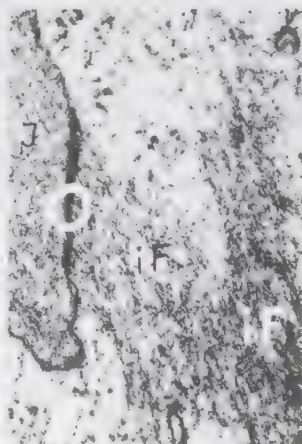
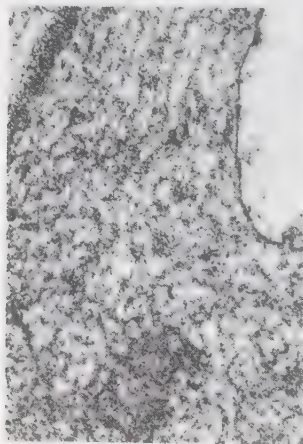
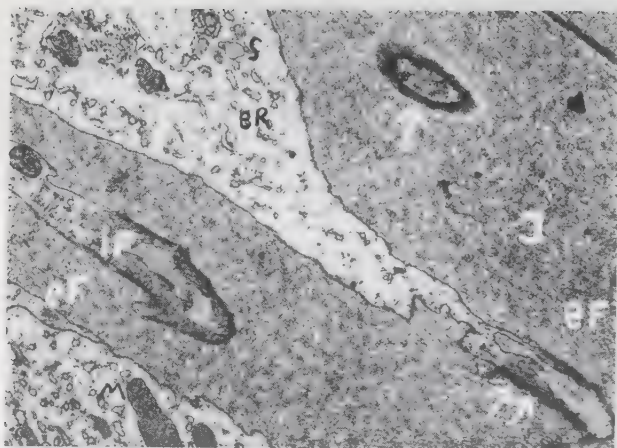


Abb.3 oben: Ausläufer von Epithelzellen im Interstitium
eF=extrazelluläre Filamente, die zusammen mit den intra-
zellulären Filamenten (iF) und der verdickten Zellmem-
bran Hemi-Desmosomen bilden. eR=rauhes endoplasm. Ret.,
I=Interstitium, M=Mitochondrien, S=Sekretgranulum,
Pfeil=Querschnitt und Doppelpfeil=Längsschnitt durch
Hemi-Desmosomenbildende Zellausläufer Vergr.:12000
Unten links: Teil der interstitiellen Substanz.

Unten rechts: Hemi-Desmosom. I=Interstitium mit extra-
zellulären Filamenten, iF=intrazelluläre Filamente,
o=verdickte Zellmembran, Vergr.:40000

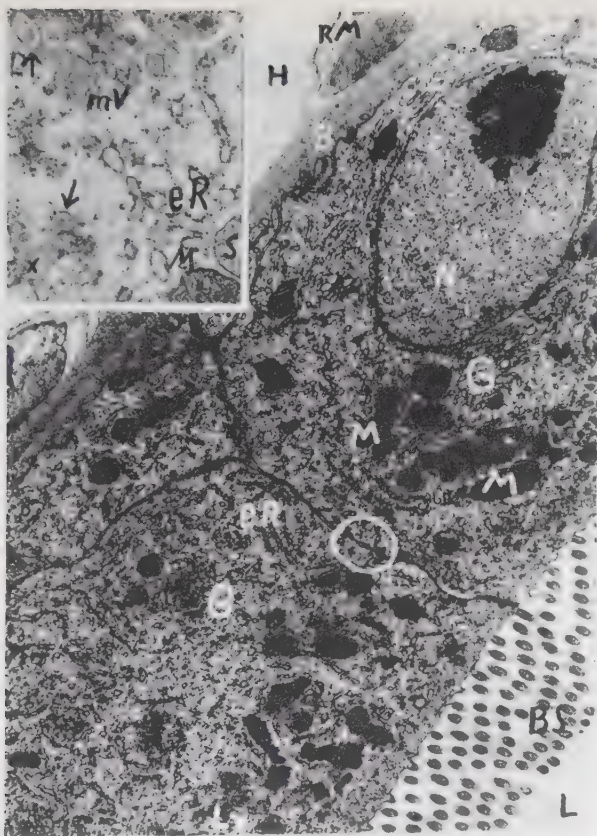


Abb.4: Längsschnitt durch die wand des Leberhörnchens. B=Basalmembran, BS=Bürstensaum, eR=rauhes endoplasm. Ret., G=Golgi-Apparat, H=Haemocoel, L=Lumen, Ly=Lyso-somen, M=Mitochondrien, N=Zellkern mit Nucleolus, RM=Ringmuskelzelle, o="tight junctions" Vergr.:15000
 Inset: Apikale Region einer Leberhörnchenzelle. eR=rauhes endoplasm. Ret., mV=multivesikulärer Körper, M=Mitochondrium, S=Sekretgranulum, x=Mikrovillus, Pfeil=pino-bzw. phagozytotische Vesikel mit sphärischem Körper und Nahrungsteilchen, Vergr.:45000

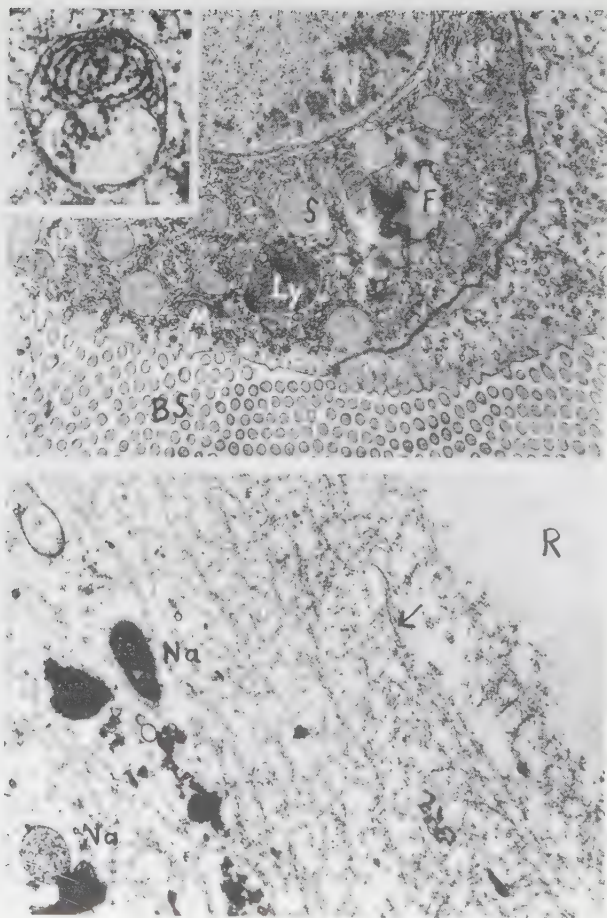


Abb.5 oben: Teile zweier Mitteldarmzellen. BS=Bürstensaum, eR=rauhes endoplasm. Ret., F=Lipidtropfen, Ly=Lysosom, M=Mitochondrien, N=Zellkern, S=Sekretgranula

Vergr.:15000

Inset: Zytolysosom mit Resten des rauhen endoplasm. Ret.

Vergr.:49000

Unten: Peritrophische Membran mit Filamenten (feil), Na=Nahrungsbestandteile, R=freier Raum zwischen der p.M. und den Mitteldarmzellen.

Vergr.:12000

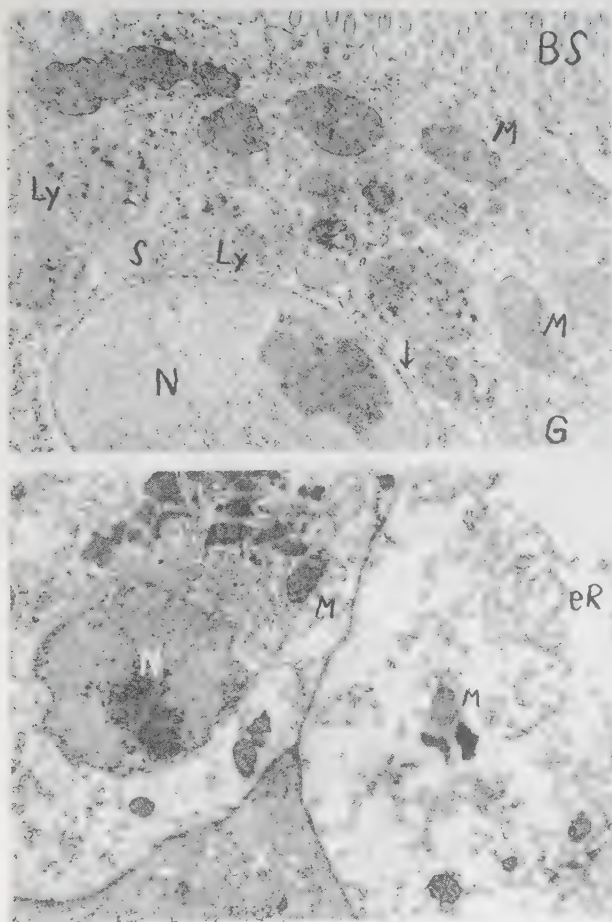


Abb.6 oben: Teil einer Mitteldarmzelle. BS= Bürstensaum, G= Golgi-Apparat, Ly= Lysosomen, M= Mitochondrien, N= Kern mit Nucleolus, S= Sekretgranula, Pfeil= Kernfenestrationen. Vergr.: 15000

unten: Ausschnitt zweier Mitteldarmzellen, deren Organellen inselartig in einer optisch leeren Substanz schwimmen. er= rauhes endopl. Ret., M= Mitochondrien, N= Zellkern mit Nucleolus, x= Teil einer normalen Zelle. Vergr.: 12000

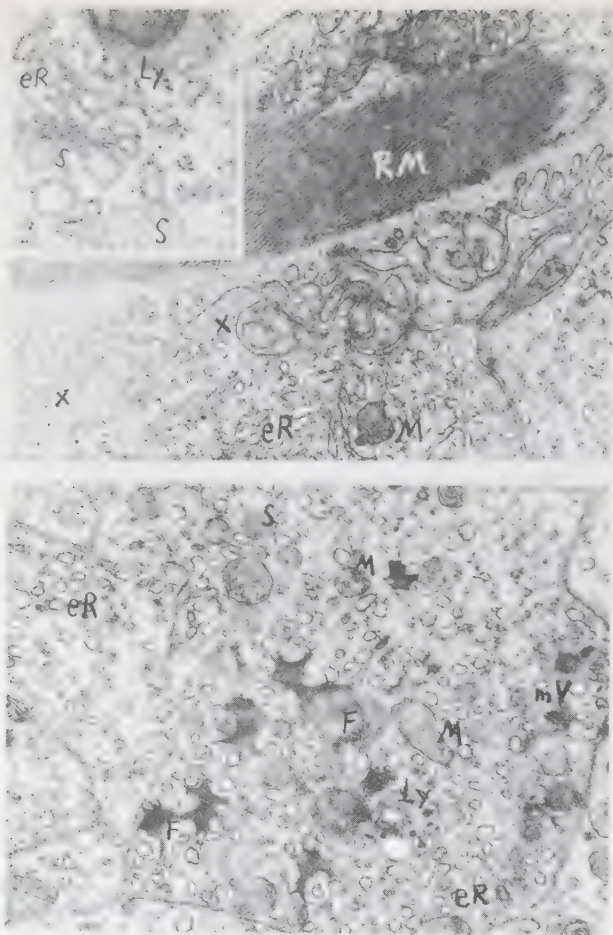


Abb.7 oben: Fasale Region zweier Mitteldarmzellen. BS=Bürstensaum, eR=rauhes endoplasm. Ret., M=Mitochondrien, RM=Ringmuskelzelle, x=Ausstülpungen der basalen Zellmembran.

Vergr.:25000

Inset: Golgi-Apparat einer Mitteldarmzelle mit Sekretgranula (S), eR=rauhes endoplasm. Ret., Ly=Lysosom.

Vergr.:40000

unten: Mitteldarmzelle eines hungernden Tieres mit vesikulär zerfallenem rauhem endoplasm. Ret., F=Lipidtropfen, Ly=Lysosomen, M=Mitochondrien, bei denen die Zahl der Cristae sich relativ verringert hat, mV=multivesikulärer Körper, S=Sekretgranula.

Vergr.:20000

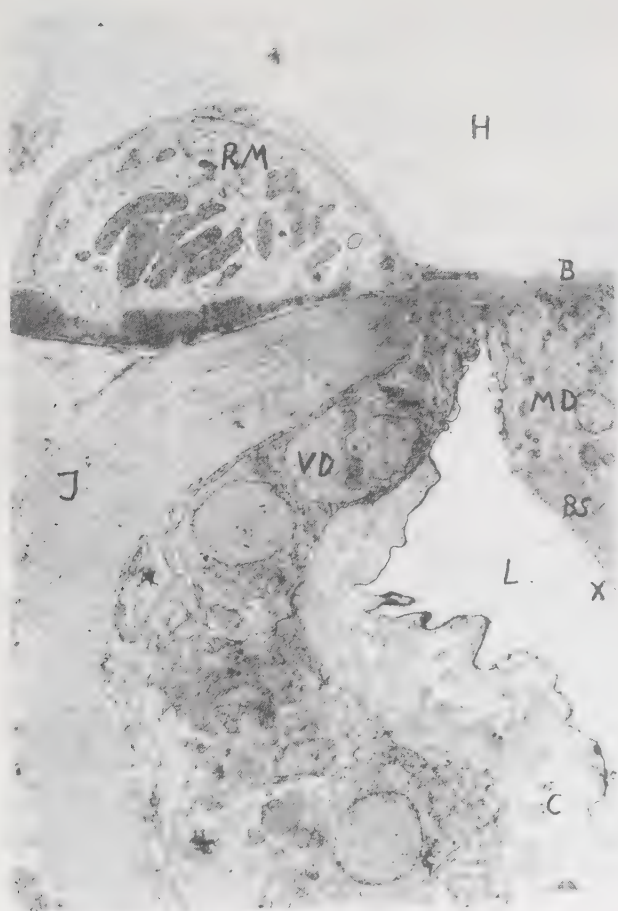


Abb.8: Übergangsgebiet des Vorderdarms zum Mitteldarm (Längsschnitt). B=Basalmembran des Mitteldarms. BS=Bürstensaum, C=Kutikula, H=Haemocoel, I=Interstitium des Vorderdarms, L=Lumen des Mitteldarms, MD=1. Mitteldarmzelle, RM=Ringmuskelzelle, VD=letzte Zelle des Vorderdarmepithels, x=peritrophische Membran.

Vergr.: 6000

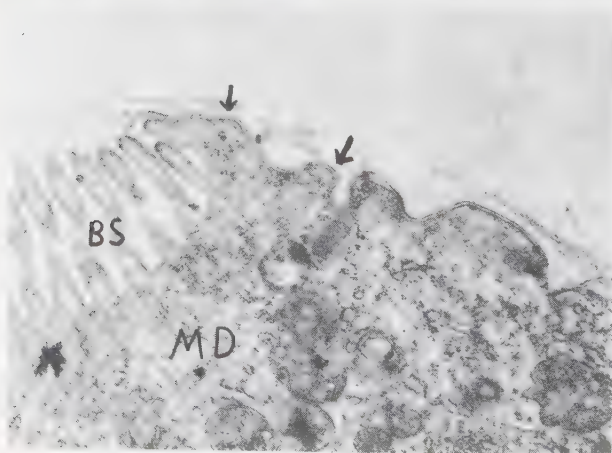


Abb.9 oben: Übergangsgebiet des Vorderdarms zum Mitteldarm. Zustand während der Häutung. aC=alte Kutikula, B=Basalmembran, BS=Bürstensaum, H=Haemocoel, L=Lumen des Mitteldarms, nC=neue Kutikula.

Vergr.:9000
 unten: Teil der ersten Mitteldarmzelle. Die beiden äußersten Schichten der Epikutikula (Pfeil) verlaufen auf ihr bis zum ersten Mikrovillus, BS=Bürstensaum, MD=1. Mitteldarmzelle.

Vergr.:35000

VI Literaturverzeichnis

1. Bensch, K.G., D.W.King and E.L.Sokolow: The source of lipid accumulation in L-cells. J.Biophys. Biochem. Cytol. 9, 135-139 (1961)
2. Cannon, G.H.: On the feeding mechanism of the Branchiopoda. Philos. Trans.R.Soc. London 222B, 267-352 (1933)
3. Caro, L.G. and G.F. Palade: Protein synthesis, storage and discharge in the pancreatic exocrine cell. J. Cell Biol. 20, 473-495 (1964)
4. Clark, S.L.: The ingestion of proteins and colloidal materials by columnar absorptive cells of the small intestine in suckling rats and mice. J.Biophys. Biochem Cytol. 5, 41-50 (1959)
5. Cunningham, W.A.: Studien an einer Daphnide, Simocephalus sima, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems und der feineren Anatomie der Daphniden. Jen.Zeitschrift f. Naturwissenschaft, 30NF, 447-520 (1903)
6. von Dehn, M.: Untersuchungen über die Verdauung bei Daphnien (D.magna). Z.vergleich. Physiol. 13, 334-358 (1931)
7. de Duve, C.: The Lysosome Concept. Ciba Foundation Symposium on Lysosomes (A.N.S. de Rench and M.P. Cameron ed.) 1-31, Boston, Little Brown a.Co. (1963)
8. Farquhar, M.G. and G.E.Palade: Cell junctions in amphibian skin. J.Cell Biol. 26, 263-292 (1965)
9. Fischel, A.: Untersuchungen über die vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Zit. bei W.Biedermann, Handbuch d.Vergleich. Physiol. 1.Aufl. 2 (1), 669f. Jena, Gustav Fischer Verl. (1911)
10. Georgi, R.: Feinstruktur und Bildung peritrophischer Membranen von Crustaceen. Inauguraldissertation an der Math.-Nat. Fak. der Freien Universität Berlin (1969)
11. Gordon, B.G., L.R.Miller and K.G.Bensch: Studies on the intracellular digestion process in mammalian tissue culture cells. J.Cell Biol. Suppl. 25, 41-55 (1965)

12. Hasler, A.D.: Some digestive enzymes of *Daphnia*.
Biol. Bull 68, 207-214 (1935)
13. —————: Further studies on the digestive enzymes
of *A. Daphnia* and *Polyphemus B. Diaptomus* and *Calanus*.
Biol. Bull 72, 290-298 (1937)
14. Hardy, W.B. and W.Mac Dougall: On the structure and func-
tion of the alimentary canal of *Daphnia*. Proc. Cambridge
Phil. Soc. 8, 41-50 (1895)
15. Hirsch, G.C. and W.Jacobs: Der Arbeitsrhythmus der Mit-
teldarmdrüse von *Astacus leptodactylus* I: 2. Vergleich.
Physiol. 8, 102-144 (1929), II: Vergleich. Physiol. 12,
524-558 (1930)
16. Kaestner, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. 2.Aufl.
1 (2) 955-970, Jena, VEB Gustav Fischer Verl. (1965)
17. Kessel, R.G., J.J.Prestage, S.S.Sekhon, R.L.Smallag and
H.W.Beams: Cytological studies on the intestinal epi-
thelial cells of *Ascaris lumbricoides suum*. Trans. Am.
Microscop. Soc. 80, 103-118 (1961)
18. Krüger, P.: Über die Reaktion der Verdauungssäfte bei
einigen Wirbellosen. Zit. bei von Dehn s.o.
19. Lai Fook, J.: The structure of developing muscle inser-
tions in insects. J.Morph. 123, 503-527 (1967)
20. Locke, M.: Pore canals and related structures in insect-
cuticle. J.Biophys. Biochem. Cytol. 10, 589-617 (1961)
21. Loewenstein, W.R. and Y.Kanno: Studies on epithelial
(gland) cell junction. I. Modifications of surface mem-
brane permeability. J.Cell Biol. 22, 565-586 (1964)
22. Merker, H.J.: Das elektronenmikroskopische Bild der
Schleimsekretion in der menschlichen Nasenhöhle und ihre
Beeinflussung durch Bisolvon. Dtsch.Med.J. 18,
552-559 (1967)
23. Neumann, R.E. and M.A.Logan: The determination of colla-
gen and elastin in tissues. J.Biol.Chem. 186, 549-556 (1950)
24. Neville, A.C.: Chitin orientation in cuticle and its control.
Advan. Insect. Physiol 4, 213-286 (1967)

25. Noble-Nesbitt, J.: Structure and function of Cuticles, in *Insects and Physiology*, 1. Aufl. (ed. by J.W.L. Beament and J.E. Treherne) 3-16, Edinburgh and London, Oliver and Boyd (1967)
26. Noirot, C. et C. Noirot-Timothee: Mise en evidence d'ultrastructure absorbantes dans l'intestin posterieur des insectes. *Compt. rend. Acad. Sci* 251. 2779-2781 (1960)
27. Peters, A.: Plasmamembrane contacts in the central nervous system. *J. Anat* (London) 96, 237-248 (1962)
28. Peters, W.: Zur Frage des Vorkommens und der Definition peritrophischer Membranen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Göttingen* 1966, *Zool. Anz. Suppl.* 30, 142-152 (1967)
29. ——— : Vorkommen, Zusammensetzung und Feinstruktur peritrophischer Membranen im Tierreich. *Z. Morph. Tiere* 62, 9-57 (1968)
30. Rhodin, J.A.G.: *An Atlas of Ultrastructure*, 2. Aufl. 56-66, Philadelphia and London, W.B. Saunders Company (1963)
31. Richards, A.G.: *The Integument of Arthropods. The Chemical Components and Their Properties, the Anatomie and Development and their Permeability*. 1. Aufl. 237-242 Minneapolis, University of Minnesota Press (1951)
32. Schwarz, W.: Das Lungeninterstitium beim Kaninchen. *Beitr. Silikose-Forsch. S-Band Grundlagen Silikose-Forsch.* 5, 235-243 (1963)
33. ———, H.J. Merker und A. Kutzsche: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an verfetteten Fibroblastenkulturen nach verzögerter Umsetzung. *Z. Zellforsch.* 64, 804-812 (1964)
34. Sedar, A.W.: Electron microscopy of the oxyntic cell in the gastric glands of the bullfrog *Rana catesbiana*.
I. The non acid secreting gastric mucosa. *J. Biophys. Biochem Cytol.* 9, 1-18 (1961)
II. The acid secreting gastric mucosa. *J. Biophys. Biochem Cytol.* 10, 47-57 (1961)

35. Storch, D.: Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* 6, 125-234 (1926)
36. Trier, J.S. and C.B. Rubin: Electron microscopy of the small intestine, A review. *Gastroenterology* 49, 574-603 (1965)
37. Waterhouse, D.F. and M. Wright.: The fine structure of the mosaic midgut epithelium of blowfly larvae. *J. Ins. Physiol.* 5, 230-239 (1960)
38. Vonk, H.J., Digestion and Metabolism, aus Waterman, T.H.: *The Physiology of Crustaceae*, 1. Aufl. 1, 291-316. New York and London, Academic Press Inc. (1960)

Für die Überlassung des Themas und das liebenswürdige
Entgegenkommen gilt Herrn Prof. Dr. med. Willy Schwarz
mein besonderer Dank.

Ebenso danke ich Herrn Priv. Doz. Dr. med. H.-J. Merker,
Herrn Priv. Doz. Dr. rer. nat. W. Peters und Herrn Priv.
Doz. Dr. med. J. Wolff für wertvolle Hilfe und Ratschläge.

Lebenslauf

Am 3. März 1943 wurde ich als Sohn des Augenarztes Dr. med. Fritz Güldner und seiner Ehefrau Luise, geb. Hiller in Berlin geboren. Meine Kindheit verbrachte ich mit meinen Eltern hauptsächlich in Berlin. Nach beendeter Grundschulzeit besuchte ich das Goethe-Gymnasium in Berlin Wilmersdorf (altsprachlicher Zug), wo ich im März 1963 die Reifeprüfung bestand. Sofort danach nahm ich das Studium der Medizin an der Freien Universität Berlin auf. Nach der im Okt. 1965 bestandenen ärztlichen Vorprüfung begann ich neben dem klinischen Studium in der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie zu arbeiten. Dort beschäftigte ich mich bisher mit Fragen des Kollagenabbaus, Strukturveränderungen der glatten Muskulatur im Rattenuterus ante partum und der Morphologie verschiedener Organe bei den Daphniden. Hieraus entstanden verschiedene Veröffentlichungen zusammen mit den Herren Prof. Dr. Schwarz, Priv. Doz. Dr. Merker und Priv. Doz. Dr. Wolff.

Im Jahre 1967 arbeitete ich drei Monate in einer Elektronenmikroskopischen Abteilung des Nuffield Dept. of Surgery der Universität Oxford (Radcliffe Infirmary).

Im März 1969 schloß ich mein Studium mit sehr gut bestandener ärztlicher Prüfung ab. Zur Zeit arbeite ich als Medizinalassistent im Gesundheitsamt, Berlin-Charlottenburg.

